

Architecture de l'appareil végétatif et organisation florale du *Dracontium polyphyllum* L. (Araceae)

Guyline POISSON & Denis BARABÉ

Institut de recherche en biologie végétale, Jardin botanique de Montréal,
4101 rue Sherbrooke est,
Montréal, Québec H1X 2B2, Canada.
sema@jonction.net
barabed@ere.umontreal.ca

RÉSUMÉ

Une description de l'appareil végétatif, du développement de la feuille et de l'anatomie florale du *Dracontium polyphyllum* est présentée dans le cadre d'une analyse comparative avec les genres *Anchomanes* et *Amorphophallus*. Du point de vue architectural, le *D. polyphyllum* peut être classé dans trois catégories différentes selon le cadre théorique adopté. Si l'on adopte la classification d'ENGLER (1877), cette espèce fait partie du type V de la septième série qui comprend plusieurs espèces à tubercules. D'autre part, si l'on adopte la classification architecturale d'HALLÉ & OLDEMAN (1970), le *D. polyphyllum* correspond au modèle de Chamberlain. Finalement, si l'on suit la classification de RAY (1987), cette espèce aurait une organisation de type anisophylle proleptique. La lobation foliaire a un mode de développement marginal et intramarginal. Dans l'inflorescence, la maturation des fleurs est basipète. La fleur comprend trois ou quatre carpelles et généralement de 9 à 12 étamines.

MOTS CLÉS

Dracontium,
Araceae,
fleur,
architecture,
inflorescence,
développement.

ABSTRACT

A description of the vegetative architecture, the development of the leaf and the floral anatomy of *Dracontium polyphyllum* is presented in comparison with the genera *Anchomanes* and *Amorphophallus*. From an architectural point of view, *D. polyphyllum* can be put in three different categories depending on the theoretical framework chosen. If we use the classification of ENGLER (1877), this species belongs to the type V of the seventh series, which comprises many tuberous species. On the other hand, if we adopt the architectural classification of HALLÉ & OLDEMAN (1970), *D. polyphyllum* corresponds to Chamberlain's model. Finally, if we follow RAY's classification (1987) this species would have an organisation of the proleptic anisophyllous type. The foliar lobation has a marginal and intramarginal mode of development. The flower maturation in the inflorescence is basipetal. The flower comprises three or four carpels and generally 9 to 12 stamens.

KEY WORDS

Dracontium,
Araceae,
flower,
architecture,
inflorescence,
development.

INTRODUCTION

Les Araceae comptent plus de 100 genres et 3000 espèces présentant différents types de croissance, tels que lianescents, épiphytiques aquatiques ou géophytiques (HAY & MABBERLEY 1991). Parmi les géophytes, on trouve, entre autres, les genres *Dracontium* avec 23 espèces néotropicales (ZHU & GRAYUM 1995), *Anchomanes* avec 10 espèces africaines et *Amorphophallus* avec 100 espèces paléotropicales (GRAYUM 1990).

En général, les espèces de ces genres ne produisent annuellement qu'une seule inflorescence et une seule feuille très découpée, pouvant atteindre jusqu'à 5 m de longueur chez *Amorphophallus titanum* (GANDAWIJAJA et al. 1983). ENGLER (1911) plaçait ces trois genres dans la même sous-famille, les Lasioideae. Par contre, GRAYUM (1990) les classe dans trois sous-familles différentes ; le genre *Dracontium* dans les Lasioideae, le genre *Amorphophallus* dans les Aroideae et le genre *Anchomanes* dans les Philodendroideae.

Le mode de croissance des géophytes tropicales en fait un matériel de choix pour l'étude de l'architecture des plantes herbacées, qui demeure toujours un domaine peu connu de la morphologie, l'architecture de l'appareil végétatif ayant surtout été analysée chez les arbres (CORNER 1952 ; HALLÉ & OLDEMAN 1970 ; HALLÉ et al. 1978 ; TOMLINSON 1962). Rappelons cependant que les 24 modèles architecturaux décrits par HALLÉ & OLDEMAN ont été repris dans des travaux concernant l'architecture des sous-arbustes, des plantes herbacées et des lianes (BLANC 1978 ; CREMERS 1973, 1974, 1977, 1986, 1992 ; CREMERS & SELLE 1986 ; JEANNODA-ROBINSON 1977 ; N'DIAYE 1977 ; POISSON 1996). ENGLER (1877) et plus récemment RITTERBUSCH (1971), BLANC (1977a,b, 1978, 1980), RAY (1987b, 1988) et HAY (1992) se sont intéressés à l'organisation de l'appareil végétatif des Araceae sans approfondir pour autant la question des espèces géophytiques. Dans cette optique, l'analyse détaillée de l'organisation végétative et du mode de croissance du *Dracontium polyphyllum* amènera une meilleure compréhension de l'architecture des plantes géophytiques en général et celle des Araceae en particulier.

Différents auteurs ont décrit sommairement l'organisation de l'appareil végétatif du *Dracontium polyphyllum* (ENGLER 1877, 1911 ; HAY & MABBERLEY 1991 ; HAY 1992 ; ZHU & GRAYUM 1995). Néanmoins, ces études se fondent sur l'analyse d'un ou deux spécimens et ne tiennent pas compte de la variabilité qui peut exister entre individus. L'observation de plusieurs spécimens nous permettra de montrer la variabilité intraspécifique et de faire ressortir les modes de croissance les plus fréquents.

Cette étude comprend aussi des observations sur l'anatomie de l'appareil reproducteur. Plusieurs travaux ont été publiés sur l'organisation florale des Araceae (e.g. EYDE et al. 1967 ; HOTTA 1971 ; BARABÉ & FORGET 1992 ; LEHMANN & SATTLER 1992 ; SCRIBAILO & TOMLINSON 1992 ; BARABÉ & BERTRAND 1996 ; BOUBES & BARABÉ 1997). Cependant aucun d'eux ne traite de façon détaillée de l'anatomie florale des *Dracontium*. Afin de combler cette lacune, il nous a semblé approprié d'inclure quelques observations sur l'organisation florale du *D. polyphyllum*, même si celles-ci ne font pas l'objet d'une analyse comparative détaillée. Ces observations pourront servir dans des études plus générales portant sur l'ensemble de la famille.

Le présent article a donc pour principal objectif l'analyse de l'architecture de l'appareil végétatif du *D. polyphyllum* en relation avec celle des genres *Amorphophallus* et *Anchomanes*. Cette analyse s'accompagne d'une description des organes végétatifs et reproducteurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens de *Dracontium polyphyllum* utilisés dans cette étude ont été récoltés en Guyane française, dans la région des montagnes de Kaw, au sud-est de Cayenne, en mai 1994 et en 1995. Lors de la récolte, les échantillons ont été fixés au F.A.A. (90 ml d'éthanol 70%, 5 ml de formol du commerce à 35% et 5 ml d'acide acétique).

Microscopie électronique. — Les inflorescences et les primordiums foliaires ont été observés à l'aide du microscope électronique à balayage (MEB) JEOL JMS35 du Département de sciences biologiques de l'Université de Montréal.

Les échantillons choisis ont été préalablement déshydratés suivant une série ascendante d'éthanol, séchés au point critique avec du CO₂ liquide dans une bombe Polaron, montés sur supports métalliques et métallisés à l'or-palladium. Les observations ont été réalisées à des kilovoltages différents selon les échantillons (15kV à 25kV).

Microscopie optique. — Pour la microscopie optique, des inflorescences à différents stades de développement furent déshydratées suivant une série ascendante de butanol. Pour faciliter l'orientation des petits spécimens, nous les avons colorés à l'érythrosine alcoolique en cours de déshydratation. Cette étape fut suivie d'un enrobage dans la paraffine selon la technique habituelle (GURR 1956). Les coupes sériées (10 µm) d'inflorescences ont été colorées à la safranine 1% (diluée dans de l'eau distillée) et au bleu d'aniline 1% (dilué dans de l'éthanol 100%). Les photomicrographies des coupes furent prises à l'aide de l'Axiomat Zeiss du Département de sciences biologiques de l'Université de Montréal.

Diagrammes de l'architecture de l'appareil végétatif. — Les diagrammes de l'architecture de l'appareil végétatif des spécimens juvéniles ont été tracés à partir de la dissection de 8 bulbilles rapportées de la Guyane française en 1994 et mises en culture dans les serres du Jardin Botanique de Montréal. Quant aux spécimens adultes, les diagrammes de l'architecture de l'appareil végétatif ont été réalisés à partir de trois sources. Sur les 51 plants récoltés, 41 furent disséqués sur le terrain lors de la récolte, 11 en 1994 et 30 en 1995. Des 10 plants rapportés et conservés en serre au Jardin Botanique de Montréal, 5 furent disséqués et servirent de modèle pour dessiner les diagrammes. Finalement, un plant conservé dans une mini-serre à température, humidité et luminosité contrôlées, fut observé quotidiennement de la floraison à l'apparition de la feuille annuelle.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

DESCRIPTION DES APPAREILS VÉGÉTATIF ET REPRODUCTEUR

Tige. — Le tubercule, à face supérieure concave et à face inférieure convexe, est entouré de

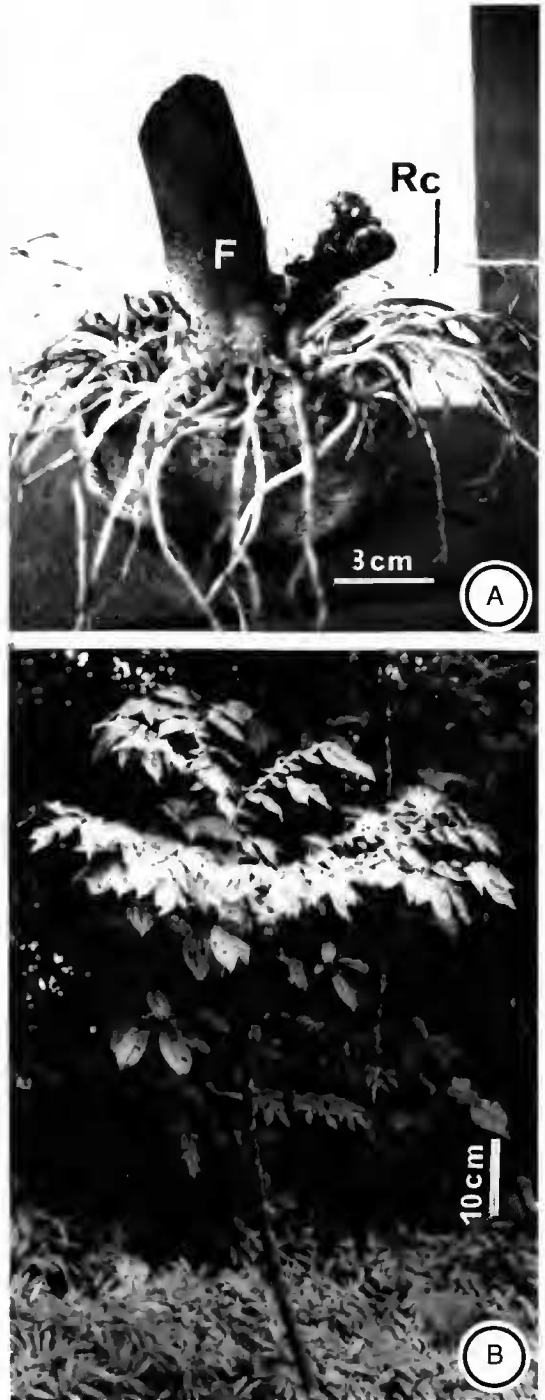


Fig. 1. — *Dracontium polyphyllum* : A, tubercule (F, base du pétiole; Rc, racine contractile) ; B, feuille.

racines contractiles sur sa face supérieure (Fig. 1A). Il peut atteindre 30 cm de diamètre et 20 cm de hauteur chez des spécimens ayant une feuille de près de 2 m. Lors de la sénescence de la feuille (Fig. 1B), on peut distinguer au sommet du tubercule le bourgeon apical (Fig. 2A). La propagation de la plante peut aussi s'effectuer à l'aide des bulbilles présentes à la face supérieure du tubercule. Les bulbilles donneront des plantes à croissance monopodiale.

Feuille. — La feuille composée, en forme de parasol, comprend un limbe fortement divisé, soutenu par un long pétiole marbré de violet (Fig. 1B). Son limbe est divisé en trois rachis primaires de dimension égale (Fig. 2B). Généralement d'une longueur de 1 m, le pétiole peut parfois atteindre plus de 2 m. La nervation du limbe paraît réticulée, semblable à celle des Dicotylédones, comme chez la plupart des Lasioideae. En règle générale, plusieurs cataphylles précèdent la feuille unique produite annuellement ; cependant, chez environ 10% des spécimens observés, on note la présence de deux feuilles. Chez les individus portant deux feuilles, la deuxième occupe la position de la première cataphylle et appartient donc au même article (Fig. 8F).

Inflorescence. — Le spadice de 4-7 cm de longueur et de 1-3 cm de largeur est entouré par une spathe de 7-15 cm de longueur et de 2-8 cm de largeur, dont la surface interne est mauve-violet (Fig. 3A). La spathe, qui se recourbe selon un angle de 45° à l'apex, ne couvre pas entièrement le spadice, bien que les marges se chevauchent (Fig. 3B). L'inflorescence est portée par un pédoncule de 2 à 15 cm de longueur (ces mesures incluent la portion souterraine) et de 0,5 à 2 cm de largeur. Nous avons dénombré de 150 à 290 fleurs par inflorescence. À la base de celle-ci se trouve une cataphylle qui est souvent plus longue que le pédoncule. Comme pour les Lasieae en général, la maturation des fleurs sur l'inflorescence se fait de façon basipète (Fig. 4A). Soulignons que ce type de maturation est contraire à ce qui a été observé chez d'autres Araceae (BARABÉ 1994).

Fleur. — La fleur hypogyne se compose de 5, 6 (90% des spécimens observés) ou 7 tépales, généralement de 9-12 étamines, quelquefois 7, dispo-

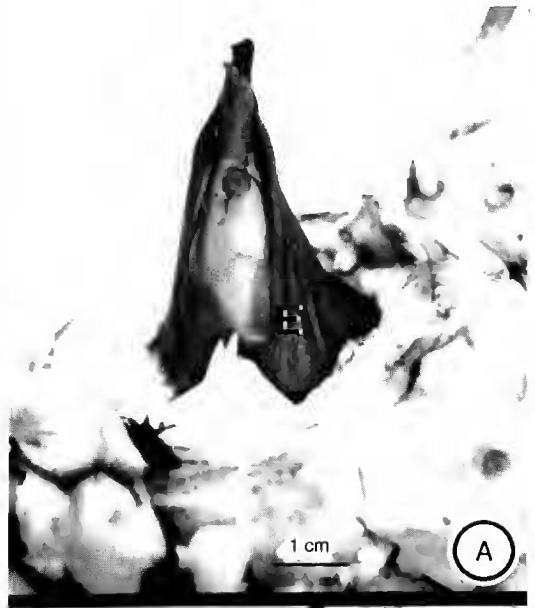


Fig. 2. — *Dracontium polyphyllum* : A, bourgeon apical au sommet du tubercule (E, cataphylle) ; B, limbe de la feuille divisé en trois rachis primaires.

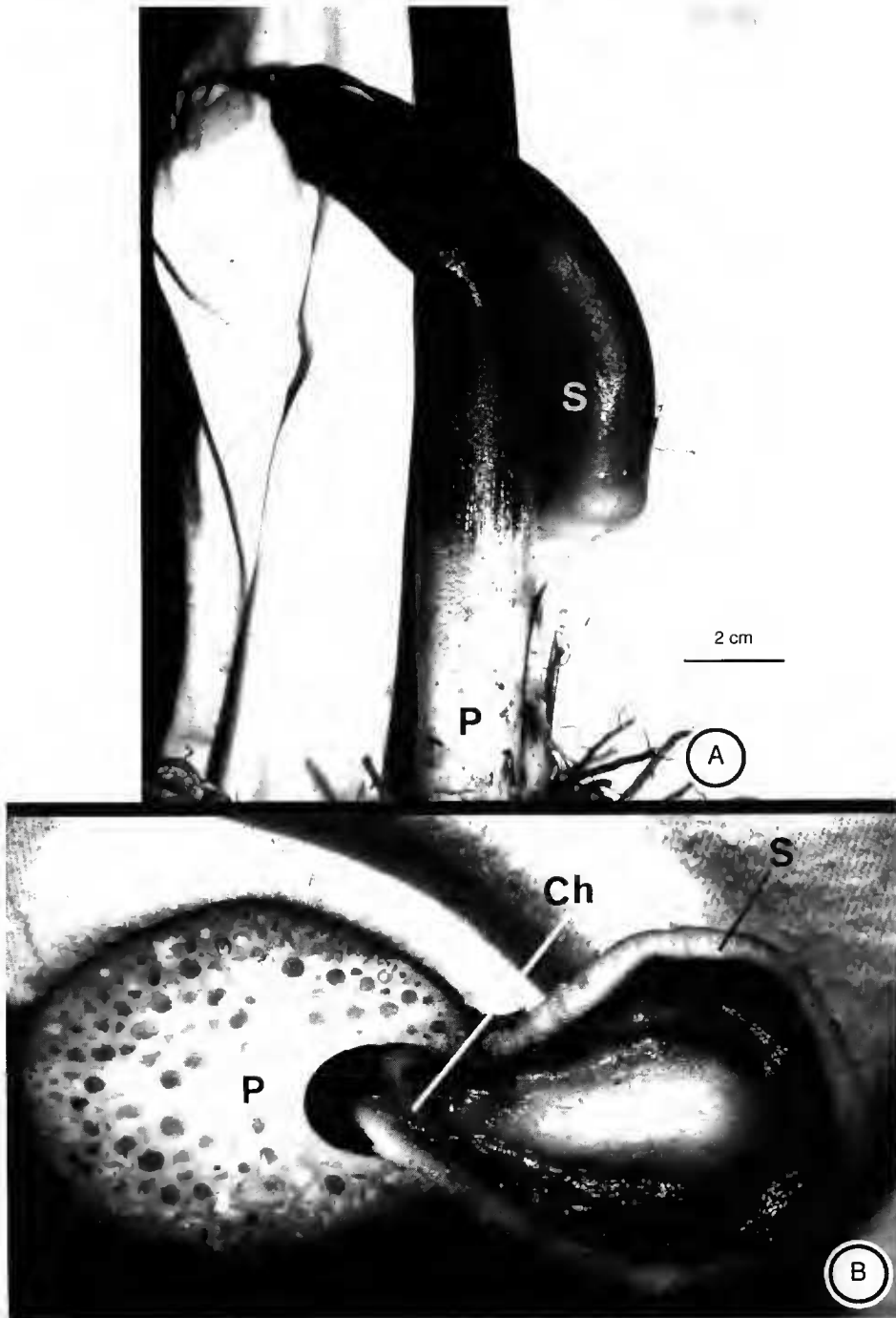


Fig. 3. — *Dracontium polyphyllum* : **A**, inflorescence (P, pétiole ; S, spathe) ; **B**, coupe transversale passant au niveau de la spathe du spécimen de la figure A (Ch, chevauchement des marges de la spathe ; S, spathe ; P, pétiole).

sées sur deux verticilles, et d'un gynécée triloculaire (90% des spécimens observés) ou tétraloculaire (Fig. 4B-C). Chaque loge renferme un ovule inséré en position axile, dans la partie médiane de l'ovaire. Il ne semble pas y avoir de règle concernant la position des gynécées tétralocu-

lares sur l'inflorescence ; ils sont dispersés au hasard parmi les fleurs à gynécées triloculaires. La déhiscence des étamines, confinée à la partie supérieure de l'anthère, est longitudinale. Des coupes transversales de la partie supérieure de l'ovaire supère montrent que chaque carpelle

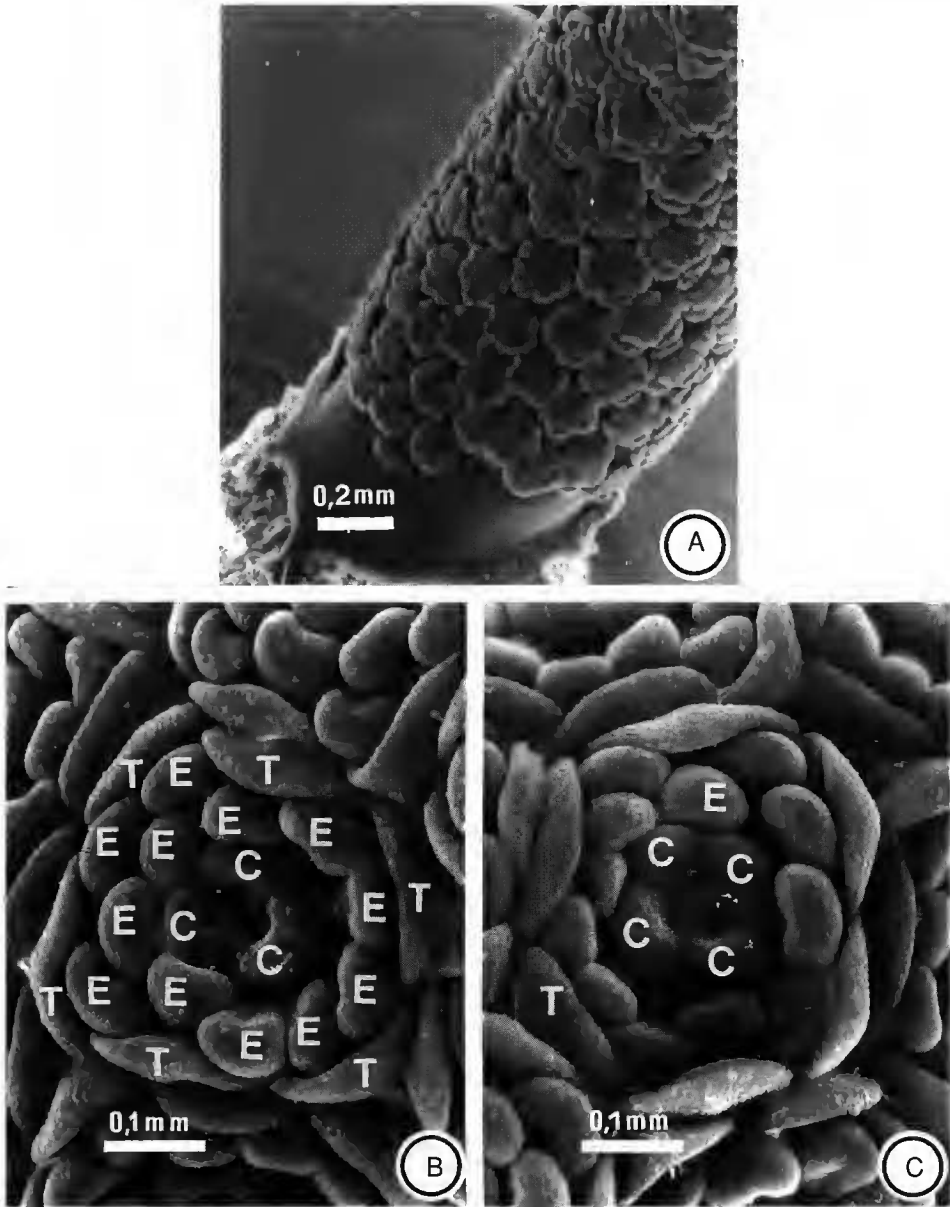


Fig. 4. — *Dracontium polyphyllum* : A, portion d'inflorescence montrant la maturation basipète des fleurs ; B, fleur à gynécée triloculaire ; C, fleur à gynécée tétraloculaire. (E, étamine ; C, carpelle ; T, tépale).

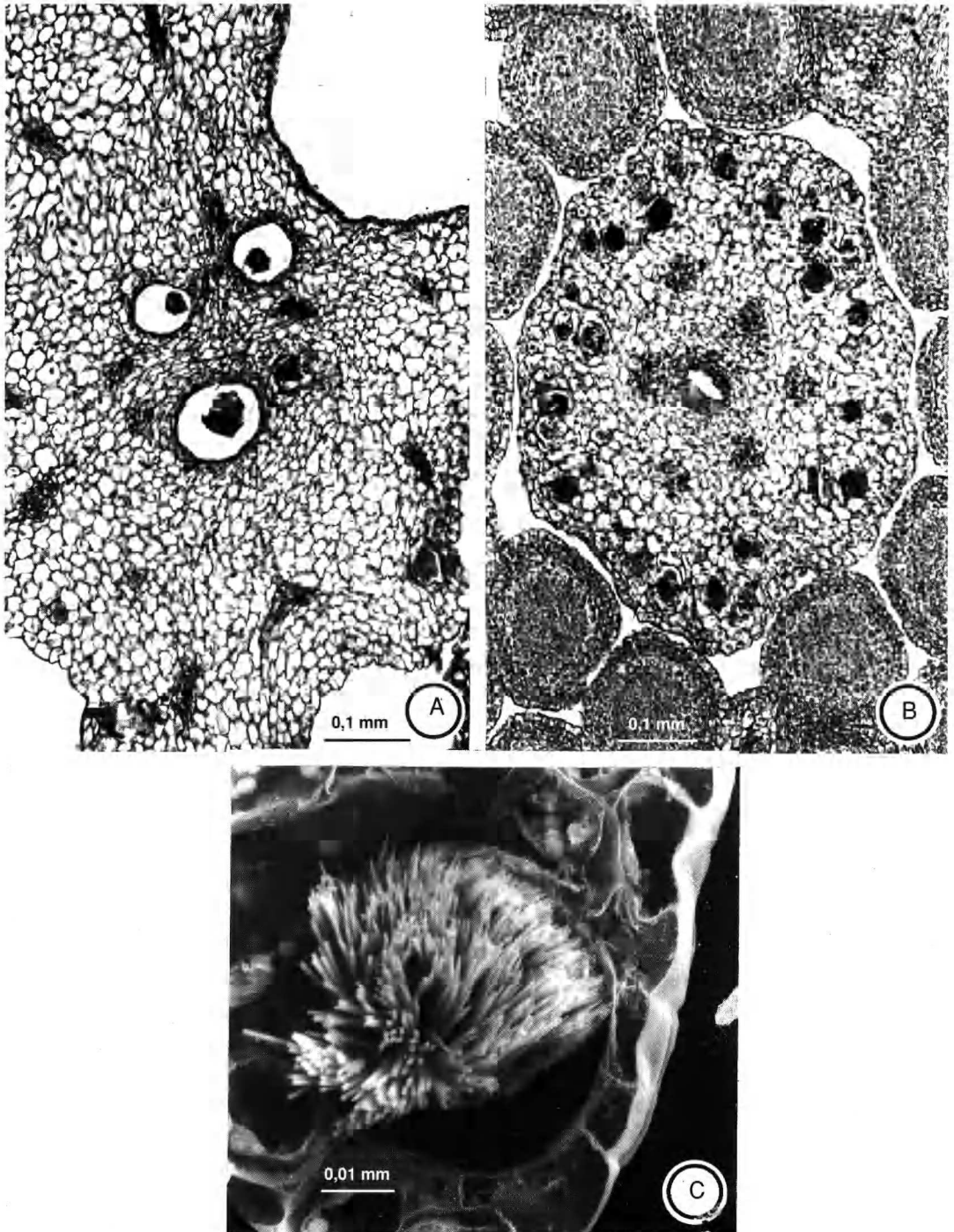


Fig. 5. — *Dracontium polyphyllum* : A, coupe transversale de la partie supérieure de l'ovaire ; B, coupe transversale au niveau du style ; les canaux styloires se fusionnent en un seul ; C, coupe transversale d'un tépale montrant un idioblaste à raphides d'oxalate de calcium.

possède un canal stylaire qui lui est propre. Toutefois, dans le style, les canaux se fusionnent en un seul (Fig. 5A-B). Les pièces florales du *D. polyphyllum* se développent dans un sens acropète (Fig. 4A) : d'abord les tépales, suivis des étamines et du gynécée. Durant le développement, les tépales recouvrent progressivement le reste de la

fleur. Contrairement à la plupart des Araceae, le style du *D. polyphyllum* est plutôt long. Toutes les pièces florales renferment des idioblastes à raphides d'oxalate de calcium, comme c'est généralement le cas chez les Araceae (Fig. 5C).

Fruit. — La baie de forme obpyramidale mesure environ 2 cm de longueur et 2 cm de largeur

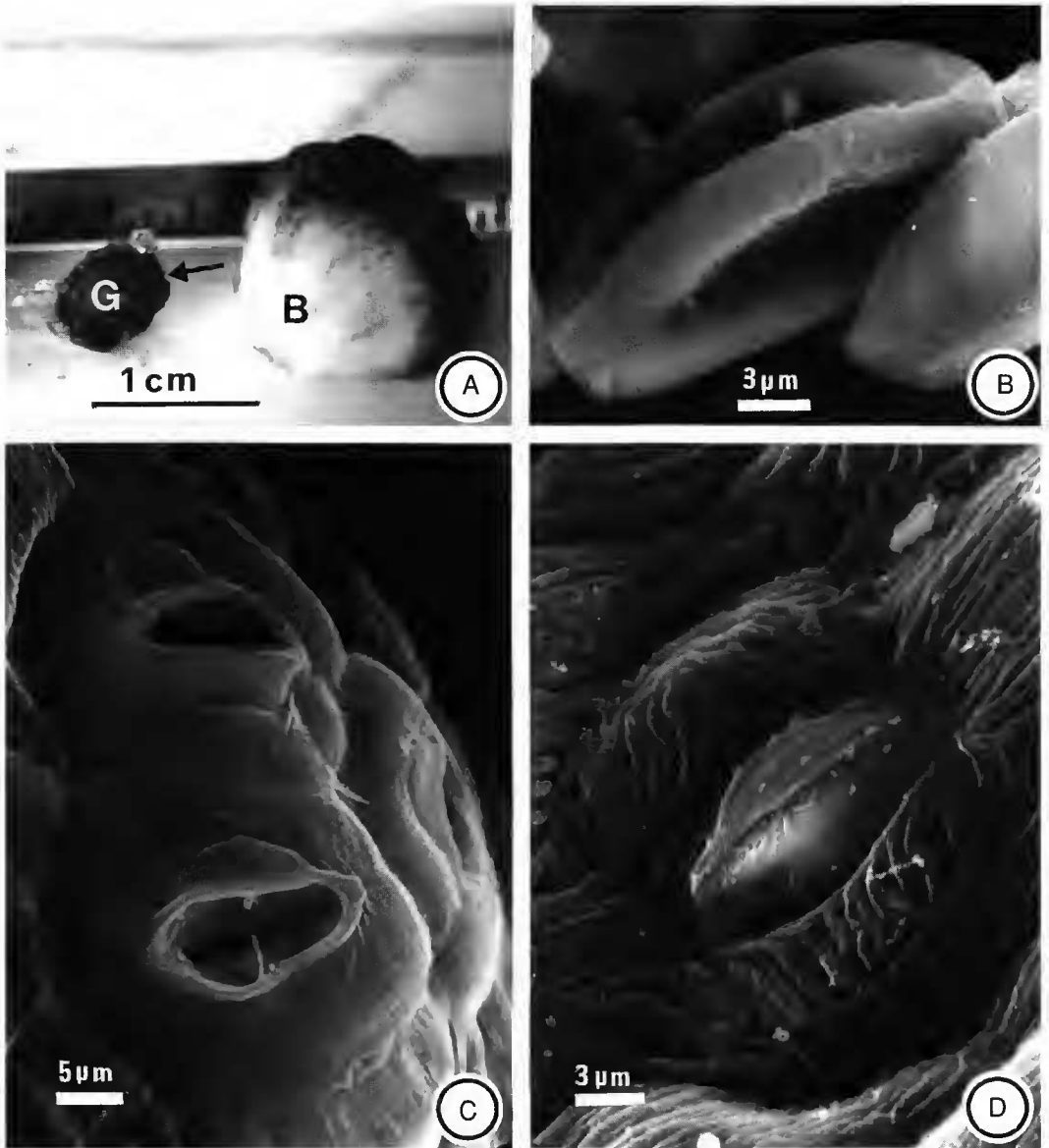


Fig. 6. — *Dracontium polyphyllum* : A, graine (G) et fruit (baie) (B), la flèche indique les excroissances ; B, pollen monocolé ; C, groupe de trois stomates dans la partie supérieure de l'inflorescence ; D, stomate diacytique sur le gynécée.

(Fig. 6A) ; le péricarpe plus ou moins dur est vert foncé. Chaque fruit renferme trois à quatre graines entourées de mucus.

Graine. — La graine albuminée du *D. polyphyllum* est réniforme comme toutes celles des genres de Lasieae (SEUBERT 1993). Elle arbore un testa dur de couleur brun-noir, muni de petites excroissances sur le contour de la partie supérieure (Fig. 6A, flèche). Elle est convexe sur les deux côtés et mesure environ 9 mm de largeur, 7 mm de hauteur et 4 mm d'épaisseur.

Pollen. — Le pollen monocolépié de grandeur moyenne (34 µm), possède une exine réticulée. Il a une forme de bateau elliptique à symétrie bilatérale (Fig. 6B). L'aperture est située au pôle distal comme chez les Monocotylédones en général (GRAYUM 1992 ; REILLE 1990).

Stomates. — Des stomates de type cyclocytique ont été observés entre les primordiums floraux. Au sommet de l'inflorescence se trouvent souvent des groupes de trois ou quatre stomates (Fig. 6C). Les stomates de la surface inférieure des feuilles sont paracytiques, tandis que ceux présents sur le gynécée sont diacytiques selon la classification de METCALFE & CHALK (1979) (Fig. 6D).

CROISSANCE ET ARCHITECTURE

Tubercule. — Le *D. polyphyllum* forme généralement des tubercules orthotropes qui, à la rencontre d'un obstacle, peuvent devenir pseudo-rhizomateux, plagiotropes. Ceci diffère de ce qui a été rapporté par KNECHT (1983) pour le genre *Anchomanes*. Les espèces de ce genre produisent un tubercule plagiotrope, où un nouveau tubercule, issu d'un bourgeon latéral provenant de l'axe principal apparaît annuellement sans que celui de l'année antérieure ne meure. La croissance du tubercule de *D. polyphyllum* est monopodiale jusqu'à la maturité sexuelle ; par la suite, il adopte un mode de croissance sympodial (ENGLER 1877).

Cataphylle. — Comme chez la plupart des Araceae, l'initiation d'un nouvel axe chez le *D. polyphyllum* est associée à la présence de feuilles spécialisées, les cataphylles ; le limbe est rudimentaire ou même quelquefois absent. Les premiers stades du développement des cataphylles

ressemblent à ceux des feuilles, sauf que les premières n'atteignent pas 2% de la longueur du pétiole de la feuille adulte normale. On note une dégénérescence des tissus du limbe rudimentaire (Fig. 7A) pendant la période histogène et d'expansion. Il semble que dans certains cas (10%), l'une des cataphylles puisse continuer son développement comme une feuille normale. Cette deuxième feuille se trouve toujours à la même position dans l'organisation de l'appareil végétatif : elle suit directement la feuille de l'année courante (Fig. 8F).

Phase monopodiale. — Les spécimens juvéniles provenant des bulbilles ont un mode de croissance monopodial. Contrairement aux spécimens adultes, l'apparition de deux feuilles est commune chez les plants juvéniles cultivés en serre (45% des spécimens observés). D'après des travaux réalisés sur les *Anthurium* et les *Philodendron* (BLANC 1977a,b), la croissance monopodiale serait liée au stade juvénile tandis que la croissance sympodiale correspondrait au stade adulte étant donné que chaque article se termine par une inflorescence. Au stade de plantule, la première feuille du *D. polyphyllum* est pédalée et tripartite, comme cela a été rapporté chez les *Amorphophallus*. Par contre, chez les *Anchomanes*, la première feuille est entière et sagittée (KNECHT 1983). Cependant, selon KNECHT (1983), après la production d'une série de feuilles entières, le limbe se divise progressivement chez les *Anchomanes* pour finalement ressembler à celui des *Dracontium* et des *Amorphophallus*. Chez les spécimens juvéniles, il est difficile de préciser la position de la feuille de l'article suivant parmi les cataphylles, puisque l'ensemble des primordiums des cataphylles semblent avoir la possibilité de devenir une feuille.

Phase sympodiale. — Au cours d'un cycle annuel, la plante a une période de dormance entre sa feuillaison et sa floraison. C'est après la sénescence de la feuille que l'inflorescence apparaît, soit à la fin de la saison des pluies. Chez le *D. polyphyllum*, lorsqu'une inflorescence et une feuille se développent simultanément, cette dernière appartient à l'article suivant, c'est-à-dire celui qui se développera au prochain cycle phénologique (Tableau 2). Dans ce cas, l'inflorescence est à un stade de développement avancé, alors

que la sénescence de la feuille n'a pas encore débutée. Étant donné que, dans le cycle phénologique du *D. polyphyllum*, le développement de la feuille précède normalement celui de l'inflorescence, cette feuille plus jeune que l'inflorescence ferait donc partie de l'article suivant. Lors de la dissection du bourgeon terminal, il apparaît clairement que la structure qui émergera par la suite, donc celle ayant le stade de développement le plus avancé, sera une inflorescence et non une feuille. Ceci est différent de ce qui a été rapporté par KNECHT (1983) pour les *Anchomanes* et les *Amorphophallus* où la floraison précède la feuillaison. L'observation d'un spécimen conservé en serre appuie notre interprétation. Dans ce cas, le développement d'une nouvelle inflorescence suivra la présence simultanée d'une feuille et d'une inflorescence, et ce, sensiblement à la même date que pour des plants récoltés dans leur milieu naturel.

Lobation de la feuille. — Le limbe de la feuille mature du *D. polyphyllum* est divisé en trois parties égales ; celles-ci sont subdivisées en rachis secondaires, lesquels portent les folioles. Les trois rachis primaires portent aussi quelques folioles à leur base, sous le point d'insertion des rachis secondaires. Sur la jeune feuille encore protégée par une cataphylle, on observe un rachis central (antérieur), ainsi que deux rachis opposés l'un à l'autre (postérieurs), de moindre dimension que le rachis antérieur (Fig. 7B). Au cours du développement, les deux rachis postérieurs prennent de l'ampleur pour atteindre des proportions semblables au rachis antérieur. Ces rachis postérieurs ne sont pas des rachis secondaires, car chez les spécimens matures ils sont de forme et de proportion analogues au rachis antérieur.

Chez le *D. polyphyllum*, la lobation primaire se fait marginalement tandis que les dissections finales des feuilles montrent une lobation d'origine intramarginale (Fig. 7B-C). Le processus de lobation marginal implique l'alternance de régions de croissance (les folioles) et de régions sans croissance (les sinus). Par la suite, des sillons se creusent à une certaine distance de la marge foliaire pour finalement se rompre au cours de l'expansion et ainsi former les folioles (processus intramarginal). Un mode de développement analogue se rencontre aussi chez les Palmiers

(KAPLAN et al. 1982). À cause de la présence de deux processus, le développement de la feuille du *D. polyphyllum* diffère de celui d'autres Araceae à feuille unique très découpée, telles que les *Amorphophallus* et les *Anchomanes*. En effet, d'après KAPLAN (1984), chez les *Amorphophallus* et la majorité des Araceae à feuilles fortement disséquées, il n'existerait qu'un processus d'initiation marginale. Dans le cas d'*Anchomanes*, HAY (1992) suggère que seul un processus d'initiation intramarginal interviendrait. Chez le *D. polyphyllum* on observe, dans certains cas, des folioles à fenestration. Cependant l'origine de ces fenestrations semble être une défaillance du processus intramarginal et non un phénomène de nécrose comme chez les feuilles à fenestrations typiques du *Monstera*, décrites par KAPLAN (1984) et MELVILLE & WRIGLEY (1969).

La feuille du *D. polyphyllum* se libère de sa cataphylle protectrice lorsqu'elle est encore à un stade de croissance peu avancé. Elle complètera donc son expansion exposée à l'air libre, hors de la cataphylle protectrice. Chez le *D. polyphyllum*, l'expansion foliaire est polaire, c'est-à-dire que le pétiole débute sa période de croissance sitôt après l'émergence de la feuille hors de la cataphylle. Ce processus se fait de façon acropète, tant en longueur qu'en diamètre. Durant cette période, le limbe de la feuille ne subit qu'une légère augmentation de taille. Les rachis gardent une orientation similaire à celle qu'ils avaient dans le bourgeon, c'est-à-dire que le rachis antérieur pointe vers le sommet et les rachis postérieurs pointent légèrement vers le bas. Progressivement, les rachis divergent à angle égal entre eux pour finalement prendre la forme d'un parasol. Cette période coïncide avec l'expansion et l'épaississement du limbe. Cette expansion foliaire tardive est rapportée pour plusieurs Araceae telles que les *Anchomanes*, *Gonatopus*, *Anthurium* et *Zamioculcas* (HAY & MABBERLEY 1991). Par contre, chez *Amorphophallus*, dont la feuille est à première vue semblable à celle du *D. polyphyllum*, on note que lors de l'émergence hors du sol, la feuille est beaucoup plus avancée dans son processus d'expansion. De plus, chez l'*Amorphophallus* le processus d'expansion est plutôt diffus, le pétiole et le limbe de la feuille se développant de façon synchrone (HAY 1992).

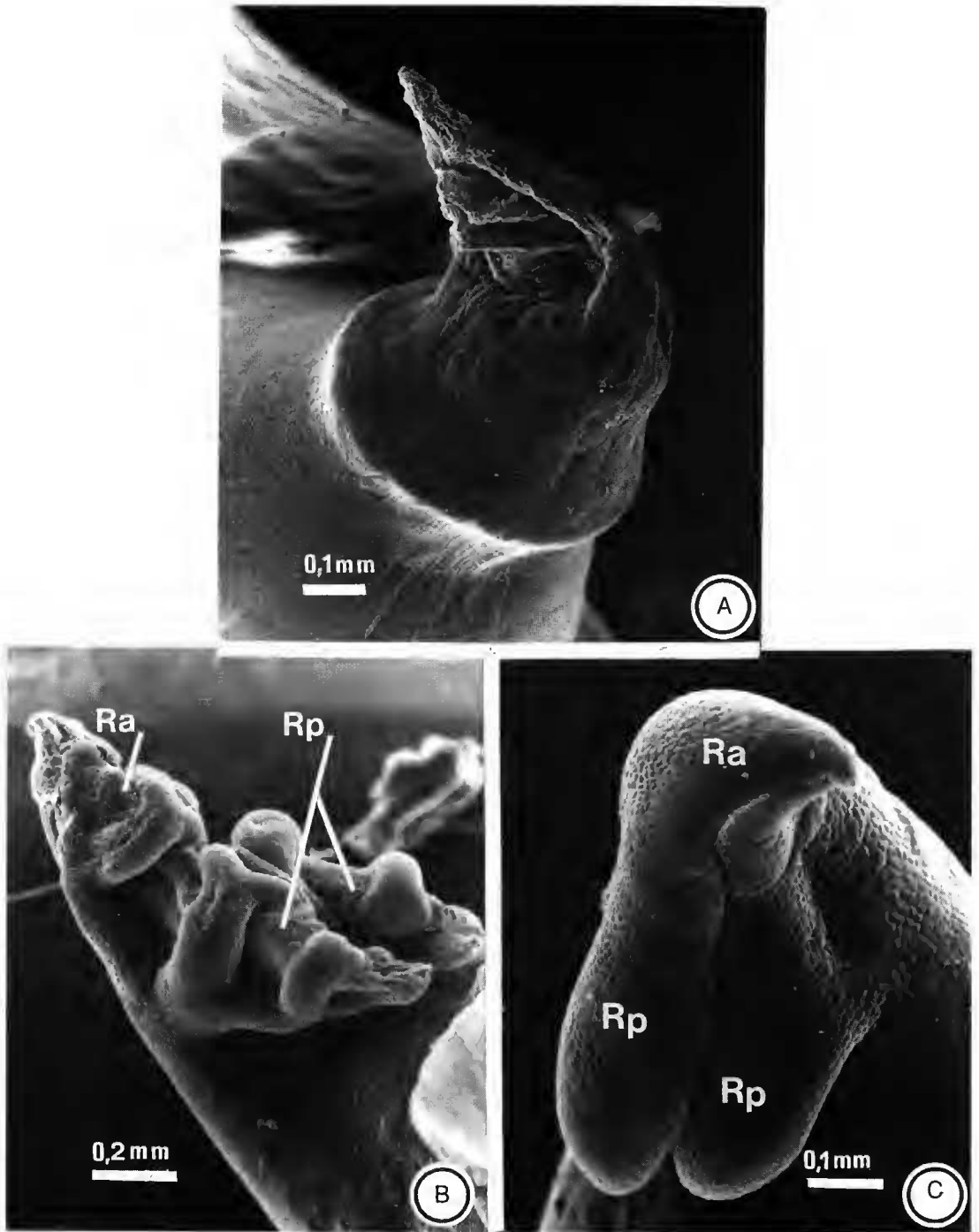


Fig. 7. — *Dracontium polyphyllum* : A, dégénérescence des tissus du limbe d'une cataphylle ; B, feuille en développement ; les dissections ultimes ont une origine intramarginale ; C, ébauche foliaire ; la lobation primaire est marginale. Ra, rachis central (antérieur) ; Rp, rachis opposé (postérieur).

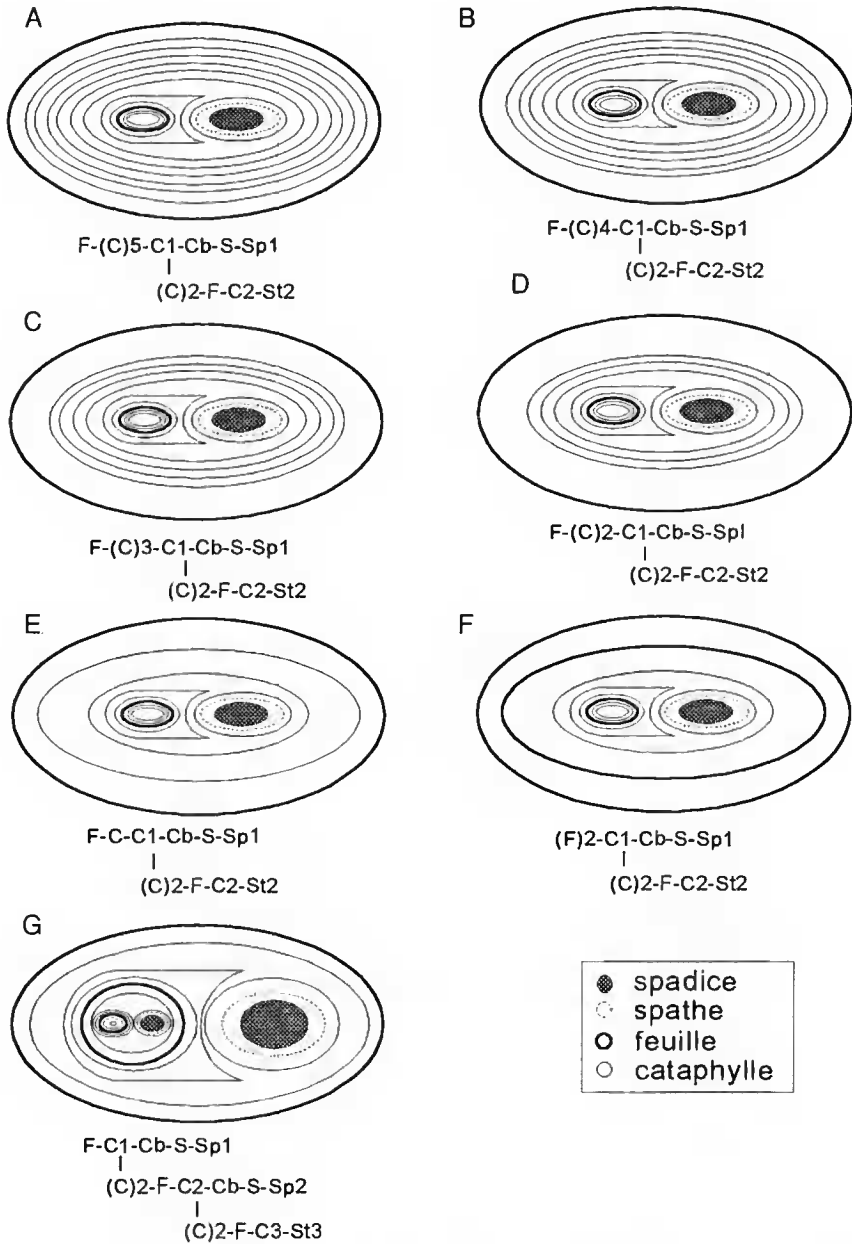


Fig. 8. — *Dracontium polyphyllum*, diagrammes de l'architecture de l'appareil végétatif : A, spécimen observé quotidiennement de la floraison à la feuillaison (1995-96) ; B, spécimen disséqué sur le terrain (1994) ; C, D, spécimens disséqués sur le terrain (1994-95) ; E, spécimen disséqué sur le terrain (1995) ; F, spécimen à deux feuilles, disséqué sur le terrain (1994-95) ; G, spécimen portant une feuille et une inflorescence simultanément, disséqué sur le terrain (1994-95). Dans l'article de l'année suivante, il n'y a que deux cataphylles de représentées après la feuille, même si ce nombre peut être variable. — **Formule d'embranchement** : F, feuille ; C, cataphylle ; C1,2,3, cataphylle entourant l'inflorescence + prochain article, feuille, cataphylles et inflorescence de l'article 2 (le chiffre indique le cycle phénologique) ; Cb, cataphylle entourant l'inflorescence ; S, spathe ; Sp, spadice ; St = (cataphylle + spathe + inflorescence), (le chiffre indique le cycle phénologique). Les parenthèses indiquent une répétition du même organe, le chiffre suivant la parenthèse indique le nombre de répétitions.

Diagrammes de l'architecture de l'appareil végétatif des spécimens adultes. — À partir des 47 diagrammes de l'appareil végétatif de spécimens adultes, nous avons déterminé 5 types d'organisation (Fig. 8). Le plus fréquent est celui où l'on dénombre 4 cataphylles sur le même article après la feuille de l'année courante, c'est-à-dire celle présente lors de la récolte (Fig. 8C). Ce mode de croissance se retrouve chez 54% des spécimens observés, nonobstant l'année et l'endroit de récolte. Les autres types d'organisation observés sont, par ordre d'importance : 5 cataphylles après la feuille chez 28% des spécimens observés (Fig. 8B), une (9%) (Fig. 8G), trois (5%) (Fig. 8D), deux (2%) (Fig. 8E) et 6 (2%) (Fig. 8A). Lorsque, sur un même article, il n'y a qu'une seule cataphylle après la feuille, on trouve, chez 50% des spécimens observés, deux feuilles dans l'année courante (Fig. 8F) et chez 66% une deuxième inflorescence à un stade de développement avancé (Fig. 8G).

ENGLER (1877) a classé l'organisation de l'appareil végétatif des Araceae en sept séries. Selon lui, le *D. polyphyllum* appartiendrait au type V de la septième série qui comprend de nombreux genres à tubercules comme les *Amorphophallus* et les *Anchomanes*. La classification de ENGLER repose largement sur la phyllotaxie et sur le type de croissance (grim pant, rampant, etc.). Dans le Tableau 1, se trouve détaillée la formule d'embranchement du *D. polyphyllum* donnée par ENGLER. Comme cette formule d'embranchement est une formule générale qui s'applique aussi à des espèces munies de plusieurs feuilles, la concordance exacte avec nos observations ne peut être absolue. Toutefois, il est possible de réunir les différentes formules d'embranchements que nous avons observés (Fig. 8) dans une formule générale (Tableau 2). Si l'on transpose la formule du Tableau 2 dans la notation de

ENGLER on obtient une formule qui pourrait à la rigueur être incluse dans la formule générale de ENGLER (Tableau 3).

Le nombre de cataphylles après la feuille de l'article suivant ne peut être déterminé précisément lors de la dissection. Le nombre de cataphylles qui se développeront sur l'article du cycle suivant variera en fonction de facteurs liés à l'environnement. Par exemple, les spécimens cultivés en serre ont tous développé un grand nombre de cataphylles entre la feuille et l'inflorescence, tandis que ceux disséqués sur le terrain avaient généralement moins de cataphylles. Ce phénomène pourrait s'expliquer par le fait que, lors du transport du tubercule, nous avons prématurément enlevé la feuille de l'année courante. Nous croyons que cette résection aurait provoqué une augmentation du nombre de cataphylles dans les articles suivants.

Comme l'a noté JEANNODA-ROBINSON (1977), certains modèles architecturaux définis chez les arbres par HALLÉ & OLDEMAN (1970) se retrouvent d'une façon miniaturisée chez les herbacées. Ces auteurs utilisent trois critères architecturaux pour définir leurs modèles : 1) l'orientation de croissance des axes végétatifs, 2) les caractéristiques de la croissance des axes, 3) la position des fleurs ou des inflorescences. Dans le cas du *D. polyphyllum*, nous sommes en présence d'une miniaturisation du modèle de Chamberlain, comme chez les Araceae en général (RAY 1987b ; HAY 1992). Dans ce modèle, une succession indéfinie d'articles, dérivant les uns des autres par un mécanisme sympodial, se renouvelle à chaque cycle de croissance. Chaque article apparaît de façon acroïte à partir d'un bourgeon situé sous l'inflorescence terminale. Ce modèle ne s'appliquerait qu'imparfaitement aux *Amorphophallus* qui correspondent au modèle mixte de

TABLEAU 1. — Formule d'embranchement de l'organisation de l'appareil végétatif, 7ème série, type v de la classe des espèces à tubercules souterrains, selon ENGLER (1877). N, cataphylle ; L, feuille ; N(n-1), cataphylle qui entoure l'inflorescence et l'article suivant (*next higher shoot order*) ; Nn, cataphylle qui entoure l'inflorescence ; S, spathe ; Sp, spadice. Les parenthèses indiquent une répétition possible de l'organe.

7e série, Type V :
N,N,N...(L,L),L,N,N.....N(n-1),Nn,S,Sp.
N,N,N...(L,L),L,N,N,....N(n-1),Nn,S,Sp.

TABLEAU 2. — Formule d'embranchement de l'organisation de l'appareil végétatif du *Dracontium polyphyllum*. F = feuille ; C = cataphylle ; C1, C2 = cataphylles qui entourent l'inflorescence et l'article suivant (*next higher shoot order*) ; Cb = cataphylle qui entoure l'inflorescence ; S, spathe ; Sp, spadice. Les parenthèses indiquent une répétition du même organe, l'indice donne le nombre de répétitions possible.

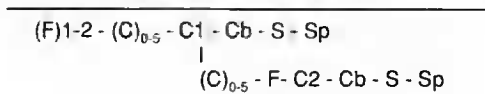
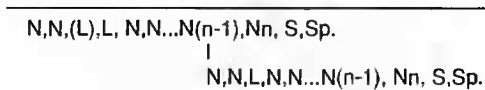


TABLEAU 3. — Formule d'embranchement du Tableau 2 transposée dans la notation de Engler (1877).



Chamberlain/Tomlinson (BLANC 1978, 1986). Comme dans le modèle de Chamberlain, les *Amorphophallus* se caractérisent par une succession indéfinie d'articles qui se renouvellent à chaque cycle de croissance et dérivent les uns des autres par un mécanisme de croissance sympodial ; cependant, plutôt que de provenir du sommet de l'article précédent, le nouvel article émerge de sa base. Cette caractéristique propre au modèle de Tomlinson explique l'appellation du modèle. La différence entre ces deux genres, au niveau de l'architecture de l'appareil végétatif, pourrait être liée à des variations dans leur cycle de croissance. Seule une étude détaillée de l'architecture de l'appareil végétatif des *Amorphophallus* permettra de vérifier cette hypothèse. Soulignons cependant qu'il est très délicat d'émettre des généralités pour le genre *Amorphophallus* quand on sait qu'il renferme une centaine d'espèces, dont très peu ont été étudiées sous ces aspects. Rappelons, à ce sujet, que PATE & DIXON (1982) décrivent une espèce monocarpique, l'*Amorphophallus glabra*, qui est donc conforme au modèle de Holtrum, selon la classification de HALLÉ & OLDEMAN (1970).

RAY (1987a,b ; 1988) a proposé une classification des différents types d'organisation de l'appareil végétatif des Araceae. Si l'on adopte cette classification, le *D. polyphyllum* aurait une organisation de type anisophylle proleptique ; anisophylle, puisqu'on trouve chez cette espèce un nombre variable de feuilles (incluant les cataphylles) et proleptique, car un nouvel article ne se développe qu'après une période de repos du bourgeon apical. D'après RAY (1987b), ce type

d'organisation n'a été, jusqu'à maintenant, observé que chez les *Philodendron* sect. *Pteromischum* ; toutefois, selon RAY (1988), cette organisation existerait aussi chez plusieurs espèces de *Monstera*. Le *D. polyphyllum* peut, dans certains cas, développer une deuxième feuille simultanément avec l'inflorescence (Fig. 20G). Dans ces cas exceptionnels, il semble qu'il adopte momentanément une organisation de l'appareil végétatif de type anisophylle sylleptique, puisque le nouvel article provient d'un bourgeon apical qui n'a pas été soumis à l'effet d'une période de repos.

Selon TOMLINSON (1982), les espèces d'Aracées géophytiques seraient néoténiques. La croissance du *D. polyphyllum* est caractérisée par une période juvénile où la feuille est peu disséquée et une période adulte plus longue et permanente, caractérisée par une croissance sympodiale et une feuille très découpée (Fig. 4). On observe un type de croissance semblable chez les espèces d'*Amorphophallus* et d'*Anchomanes*. Or, ces espèces géophytiques ne présentent pas de retard dans le développement somatique, ni d'accélération de la maturation. On ne peut donc parler de néoténie, comme le suggère TOMLINSON (1982). Il faudrait plutôt parler de croissance télescopique où les unités architecturales sont enchaînées et répétitives (BARABÉ 1987).

CONCLUSION

Même si la morphologie des *Dracontium* ressemble à celle des *Amorphophallus* et des *Anchomanes*, ces trois genres présentent certaines différences tant sur le plan de l'organisation végé-

tative que florale. Chez le *D. polyphyllum*, le mode de lobation de la feuille est marginal et intramarginal, tandis que, d'après les données bibliographiques, il serait uniquement marginal chez *Amorphophallus* et uniquement intramarginal chez *Anchomanes*. On remarque également que le processus d'expansion foliaire est polaire chez le *D. polyphyllum* alors qu'il serait diffus chez l'*Amorphophallus*. Chez le *D. polyphyllum*, l'expansion de la feuille se déroule à un stade de développement plus précoce que chez l'*Amorphophallus*. Enfin, la feuillaison a lieu avant la floraison chez le *D. polyphyllum*, tandis que ce serait le contraire chez les *Amorphophallus* et les *Anchomanes*.

Du point de vue architectural, le *D. polyphyllum* peut être classé dans trois catégories différentes selon le cadre théorique adopté. Selon la classification d'ENGLER (1877), cette espèce correspond au type V de la septième série. D'autre part, si l'on adopte la classification architecturale d'HALLE & OLDEMAN (1970), le *D. polyphyllum* correspond au modèle de Chamberlain, comme la plupart des Araceae. Finalement, d'après la classification de RAY (1987), le *D. polyphyllum* a une organisation de type anisophylle proleptique, ce qui a été peu observé chez les Araceae.

Malheureusement, aucune étude comparative détaillée de l'organogenèse de la feuille des Araceae géophytiques n'a encore été réalisée. En conséquence, il serait intéressant d'effectuer pour les genres *Dracontium*, *Amorphophallus* et *Anchomanes* une analyse approfondie de la morphogenèse foliaire en relation avec le mode de croissance et l'architecture de l'appareil végétatif.

Remerciements

Nous remercions le Professeur Luc BROUILLET pour les nombreux conseils qu'il nous a donnés durant la réalisation de cette étude et pour l'aide apportée lors de la récolte des échantillons. Le Professeur Joachim VIETH a eu l'amabilité de lire une première version de cet article. Nous remercions MM. Georges CREMERS et Jean-Jacques DE GRANVILLE pour nous avoir permis de travailler à l'Herbier de Guyane (Cayenne) et de demeurer durant quelques jours au campement de l'ORSTOM sur la piste de Ste-Élie. Nous aimerions aussi souligner l'aide apportée par Mme Audette BALOUP, M. Jacques BÉLANGER et M. Jean CERDA dans l'organisation des excursions ou la récolte de plantes. Enfin nos remerciements s'adressent à Mme

Louise PELLETTIER et M. Charles BERTRAND pour leurs nombreux conseils relatifs aux techniques microscopiques. Ce travail a été réalisé grâce à des subventions du Fonds FCAR (Fond pour la formation des chercheurs et l'aide à la recherche, Québec) et du CRSNG (Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada).

RÉFÉRENCES

- BARABÉ D. 1987. — La néorénie chez les Araceae (Angiospermae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série III, 305 : 609-612.
- BARABÉ D. 1994. — Développement et phyllotaxie de l'inflorescence de *Symplocarpus foetidus* (Araceae). *Canad. J. Bot.* 72 : 715-725.
- BARABÉ D. & BERTRAND C. 1996. — Organogénie florale des genres *Culcasia* et *Cercestis* (Araceae). *Canad. J. Bot.* 74 : 909-918.
- BARABÉ D. & FORGET S. 1993. — Anatomie florale des *Culcasia* (Araceae). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 14 : 263-278.
- BLANC P. 1977a. — Contribution à l'étude des Aracées. I. Remarques sur la croissance monopodiale. *Rev. Gén. Bot.* 84 : 115-126.
- BLANC P. 1977b. — Contribution à l'étude des Aracées. II. Remarques sur la croissance sympodiale chez l'*Anthurium scandens* Engl., le *Philodendron fenalzi* Engl. et le *Philodendron speciosum* Schott. *Rev. Gén. Bot.* 84 : 319-331.
- BLANC P. 1978. — *Aspects de la ramification chez les Aracées tropicales*. Thèse 3ème cycle. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- BLANC P. 1980. — Observations sur les flagelles des Araceae. *Adansonia*, ser. 2, 20 : 325-338.
- BLANC P. 1986. — Alternances de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les Aracées : implications écologiques. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 132 : 263-272.
- BOUBES S. & BARABÉ D. 1997. — Flower and inflorescence development in *Moutrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). *Int. J. Plant Sci.* 158 : 408-417.
- CORNER E.J.H. 1952. — *Wayside trees of Malaya*. Vol. 2. The Government Printer, Singapore.
- CREMERS G. 1973. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. I. *Candollea* 28 : 249-280.
- CREMERS G. 1974. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. II. *Candollea* 29 : 55-110.
- CREMERS G. 1977. — Architecture végétative de quelques espèces malgaches du genre *Euphorbia* L. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belg. Bull. Natl. Plantentuin Belg.* 47 : 55-81.
- CREMERS G. 1986. — *Architecture végétative et structures inflorescentielles de quelques Melastomataceae guyanaises*. Thèse de doctorat d'État, Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- CREMERS G. 1992. — L'architecture des Marantaceae

- en Guyane française. *Bull. Soc. Bot. France, Lett. Bot.* 139 : 141-154.
- CREMERS G. & SELI Y. 1986. — Architecture végétative et structure inflorescentielle du genre *Kalanchoe* (Crassulaceae) à Madagascar. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B. Adansonia* 8 : 63-76.
- ENGLER A. 1877. — *Comparative studies on the morphology of the Araceae. Part II. On leaf placement and shoot organization of Araceae*. Translated and annotated by RAY T.S. & RENNER S.S. Englera 12. Veröffentlichungen aus dem Botanischen Garten und Botanischen Museum Berlin-Dahlem, Berlin, 1990.
- ENGLER A. 1911. — Araceae-Lasioideae : 39-47, in ENGLER A., *Das Pflanzenreich* IV, 23C (Heft 48), Engelmann, Leipzig.
- EYDE R.H., NICOLSON D.H. & SHERWIN P. 1967. — A survey of floral anatomy in Araceae. *Amer. J. Bot.* 54 : 478-497.
- GANDAWIJAJA D., IRIS S., NASUFFION R., NYMAN L.P. & ARDITTI J. 1983. — *Amorphophallus titanum* Becc. : a historical review and some recent observations. *Ann. Bot.* 51 : 269-278.
- GRAYUM M.H. 1990. — Evolution and phylogeny of the Araceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77 : 628-697.
- GRAYUM M.H. 1992. — *Comparative external pollen ultrastructure of the Araceae and putatively related taxa*. Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden, Volume 43, Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- GURR E. 1956. — *Practical manual of medical and biological staining techniques*. Leonard Hill, London.
- HALLÉ F. & OLDEMAN R.A.A. 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson & C^{ie}, Paris.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. & TOMLINSON P.B. 1978. — *Tropical trees and forest : an architectural analysis*. Springer, Berlin.
- HAY A. 1992. — Tribal and subtribal delimitation and circumscription of the genera of Araceae tribe Lasieae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79 : 184-205.
- HAY A. & MABBERLEY D.J. 1991. — "Transference of function" and the origin of aroids : their significance in early angiosperm evolution. *Bot. Jahrb. Syst.* 113 : 339-428.
- HOTTA M. 1971. — Study of the family Araceae. General Remarks. *Jap. J. Bot.* 20 : 269-310.
- JEANNODA-ROBINSON V. 1977. — *Contribution à l'architecture des herbes*. Thèse de doctorat d'État, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- KAPLAN D.R. 1984. — Alternative modes of organogenesis in higher plants : 261-298, in WHITE R.A. & DICKISON W.C., *Contemporary problems in plant anatomy*. Academic Press, New-York.
- KAPLAN D.R., DENGLER N.G. & DENGLER R.E. 1982. — The mechanism of plication inception in palm leaves : problem and developmental morphology. *Canad. J. Bot.* 60 : 2939-2975.
- KNECHT M. 1983. — *Aracées de la Côte d'Ivoire*. Phanerogamarum Monographiae, Tome XVII. J. Cramer, Vaduz.
- LEHMANN N.L. & SATTLER R. 1992. — Irregular floral development in *Calla palustris* (Araceae) and the concept of homeosis. *Amer. J. Bot.* 70 : 1145-1157.
- METCALFE C.R. & CHALK L. 1979. — *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- MELVILLE R. & WRIGLEY F.A. 1969. — Fenestration in the leaves of *Monstera* and its bearing on the morphogenesis and colour patterns of leaves. *Bot. J. Linn. Soc.* 62 : 1-16.
- N'DIAYE P. 1977. — *Préliminaire à l'étude architecturale des végétations herbacées*. Diplôme d'études approfondies, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- PATE J.S. & DIXON K.W. 1982. — *Tuberos, corms and bulbous plants : biology of an adaptive strategy in Western Australia*. Univ. Western Australia Press, Nedlands.
- POISSON G. 1996. — *Architecture de l'appareil végétatif, organisation florale et phyllotaxie de l'inflorescence du *Dracontium polyphyllum* L. (Araceae)*. Mémoire de maîtrise, Université de Montréal.
- RAY T.S. 1987a. — Leaf types in Araceae. *Amer. J. Bot.* 74 : 1359-1372.
- RAY T.S. 1987b. — Diversity of shoot organization in the Araceae. *Amer. J. Bot.* 74 : 1373-1387.
- RAY T.S. 1988. — Survey of shoot organization in the Araceae. *Amer. J. Bot.* 75 : 56-84.
- REILLE M. 1990. — *Leçon de palynologie et d'analyse pollinique*. Éditions du CNRS, Paris.
- RITTERBUSCH A. 1971. — Morphologische Untersuchungen zur Wuchsform von Philodendron. *Bot. Jahrb. Syst.* 90 : 527-649.
- SCRIBAILO R.W. & TOMLINSON P.B. 1992. — Shoot and floral development in *Calla palustris* (Araceae-Calloideae). *Int. J. Plant Sci.* 153 : 1-13.
- SEUBERT E. 1993. — *Die Samen der Araceen*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- TOMLINSON P.B. 1962. — Phylogeny of the Sciramineae. Morphological and anatomical considerations. *Évolution* 16 : 192-213.
- TOMLINSON P.B. 1982. — Chance and design in the construction of plants : 162-181, in SATTLER R., *Axioms and principles of plant construction*. Acta Biotheoretica, 31A, Martinus Nijhoff/Junk, The Hague.
- ZHU G. & GRAYUM M.H. 1995. — Two hitherto confused species, *Dracontium polyphyllum* and *D. asperum* (Araceae), and typification of their names. *Taxon* 44 : 519-523.

Manuscrit reçu le 26 septembre 1997 ;
version révisée acceptée le 12 mars 1998.